

UN ACACIA AMÉRICAIN A PÉTIOLE DIAPHYLLODINISÉ *A. WILLARDIANA* ROSE

par J. VASSAL et Ph. GUINET

RÉSUMÉ : Les auteurs donnent une description détaillée d'*A. willardiana* Rose, seule espèce d'*Acacia* américain à pétiole phyllodinisé, et insistent particulièrement sur deux caractères jusqu'à ce jour ignorés : le pétiole aplati horizontalement (« diaphylode ») et le pollen poré. *A. leptospermoides* Benth. et *A. willardiana* Rose sont les deux seules espèces à diaphylloides actuellement décrites dans le genre. Dans le « groupe australien » (sous-genre *Heterophyllum* Vassal), elles appartiennent vraisemblablement à un groupe taxonomique nouveau que l'on peut considérer comme une lignée particulière à caractères archaïques.

SUMMARY : The authors give a detailed description of *A. willardiana* Rose, the only american *Acacia* species with phyllodic petioles, and insist particularly on 2 characters up to now unknown: the petiole horizontally flattened (" diaphylode ") and the pollen porate. *A. leptospermoides* Benth. and *A. willardiana* Rose are the only diaphyllodic species actually described in the genus. In the " australian group " (subgen, *Heterophyllum* Vassal), they probably belong to a new taxonomic group which can be considered as a particular evolutive line with archaic characters.

On sait que les *Acacia* possédant des phyllodes sont pour une très large part endémiques de la Notogée et plus particulièrement d'Australie où on en connaît près de 600 espèces (réf. TINDALE, citation ANDERSON et DEA, 1969). Il n'a jamais été décrit jusqu'à ce jour d'*Acacia* à phyllode en Amérique. Or, l'examen de l'appareil végétatif d'*A. willardiana* Rose, espèce localisée dans une partie de l'État de Sonora au Mexique (dans la région de Guaymas) et dans l'île de Tiburon (fig. 1) (ainsi peut-être qu'en Basse-Californie d'après STANDLEY) révèle que les pétioles, et même le rachis primaire quand il existe, sont aplatis et élargis. Il y a donc tendance à la phyllodinisation mais d'une façon toute particulière. La réalisation d'un phyllode d'*Acacia* australien est due à l'aplatissement vertical du pétiole (VASSAL, 1970). Or, fait particulièrement intéressant, le pétiole d'*A. willardiana* s'aplatit horizontalement, c'est-à-dire dans un plan perpendiculaire au plan « traditionnel » d'aplatissement du phyllode des Acacias (comparer les fig. 6 et 7). Ainsi, la glande pétiolaire distale se trouve située sur une surface plane (fig. 4) et non sur la tranche du phyllode. BENTHAM, pas plus que ROSE, n'ont remarqué cette particularité essentielle. Or, ce n'est pas le seul *Acacia* à présenter cette structure exceptionnelle. HOCHREUTNER, en 1896, a en effet, observé pour la première fois un cas identique

chez *A. leptospermoides* Benth., espèce classée par BENTHAM dans les *Phyllodineae Plurinerves Microneuræ* et proposé à cette occasion de distinguer des Acacias *Orthophyllodineae* (à phyllodes aplatis verticalement) et des Acacias *Diaphyllodineae* (à phyllodes aplatis horizontalement). Reprenant le terme créé par HOCHREUTNER, nous considérons donc que le pétiole d'*A. willardiana* est « diaphyllodinisé ».

Par sa ressemblance avec les *Acacia* d'Australie à phyllodes et sa position géographique très excentrique par rapport à ceux-ci, cette espèce appelle une étude particulière, car elle pose un très intéressant problème taxonomique et phylogénique.

Rappelons d'abord quelques données historiques à son sujet.

G. BENTHAM la décrit, en 1846, sous le nom de *Prosopis* (?) *heterophylla* d'après un échantillon sans fleurs récolté au Mexique (Sonora) par COULTER et provenant d'un herbier du Trinity College de Dublin. En le rapportant avec doute au genre *Prosopis*, il en souligne les caractères végétatifs exceptionnels : « *it is most remarkable by the almost phyllodineous vertical expansion of the common petiole...* », puis, en 1875, indique la possibilité de rapporter cette espèce au genre *Acacia*. Quelques années plus tard, J. N. ROSE (1890) effectue l'étude de spécimens complets, ce qui lui permet d'établir l'appartenance de cette espèce au genre *Acacia*, de décrire les caractères floraux et de préciser les caractères de la gousse. Il ne lui assigne pas cependant une place particulière dans le genre.

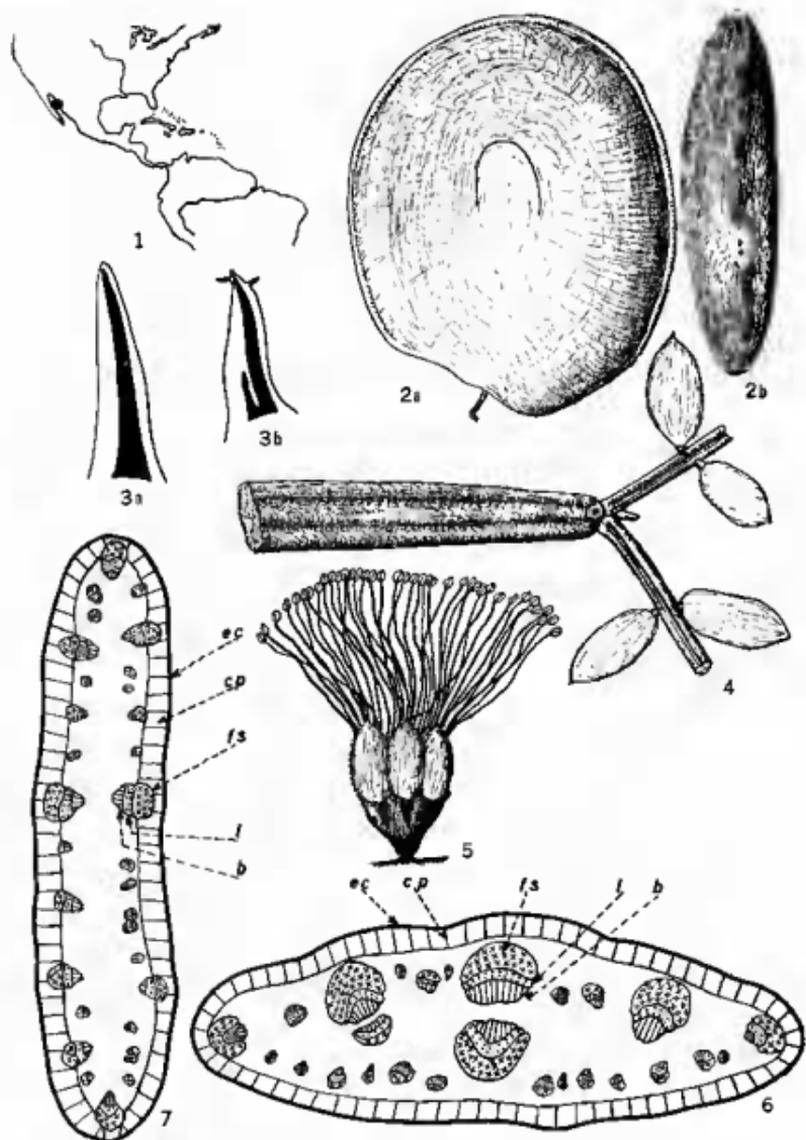
En 1928, N. L. BRITTON et J. N. ROSE placent l'espèce dans le genre nouveau *Senegalia*. Ils reprennent le nom d'espèce de BENTHAM, d'où le binôme : *Senegalia heterophylla* (Benth.) Britt. et Rose.

Pour notre part, nous n'acceptons pas de valoriser un tel genre qui est essentiellement défini d'après le type de gousse, critère trop fluctuant pour mériter l'importance que lui donnent BRITTON et ROSE.

Étant donné l'existence d'un *Acacia heterophylla* (Lam.) Willd., il est nécessaire de conserver le nom d'espèce *willardiana* créé par ROSE.

Voici les caractères de cette espèce, tels qu'ils sont connus d'après les descriptions de ROSE, BRITTON et ROSE et STANDLEY :

Arbre gracieux, inerme (ni épines stipulaires, ni aiguillons), de 3 à 5 m de haut. Pétiole « *phyllodia-like* » de 7 à 30 cm de long, étroits (environ 2 mm de large), glanduleux. Pennes parfois présentes, et dans ce cas 1-2 (4) paires. 4-5 paires de folioles (parfois 12-15), de couleur vert pâle, de 2 à 5 mm de long, glabres à très finement poilues, rapidement caduques. Stipules caduques. Rameaux de couleur d'abord blanchâtre devenant grisâtre à brun-rougeâtre. Épis grêles, lâches, de 3 à 6 cm de long, groupés en panicules. Fleurs de couleur jaune pâle à blanchâtre. Calice campanulé glabre, de 2 mm de long, à 5 dents. Pétales un peu plus longs (3 mm de long), aigus, libres jusqu'à la base. 140 à 150 étamines. Gousse plate, de 8-12 cm de long sur 10-18 mm de large, stipitée, glabre, légèrement contractée, à fines réticulations irrégulières; graines ovales à oblongues de 8 à 10 mm de long.



Pl. I. — *Acacia willardiana* : 1, situation géographique; 2ab, grame vue de face et de profil (par le sommet hilo-rapléal) $\times 7$; 3ab, stipules de l'adulte $\times 25$; 4, partie de feuille avec pétiole diaphyllo-dinisé $\times 7$; 5, fleur $\times 20$; 6, section transversale du pétiole diaphyllo-dinisé $\times 45$; — *A. farinosa* : 7, section transversale de l'orthophyllode $\times 45$. — (ec : épiderme cutinisé; cp : cellules palissadiques; fs : faisceau sclérénchymateux; l : liber; b : bois).

Le matériel que nous avons examiné a les références suivantes ¹ :

1. *D. S. Verity*, 17-7-1966. Mexico, Etat de Sonora, San Carlos Bay, 5 miles N.W. Guaymas.
2. *I. M. Johnston* 4252, 3-7-1921. Tiburon Island, Golfe de Californie.
3. *P. C. Standley* 3012, 20-2-1937. Mexico, Etat de Sonora, Bachtoco, 12 miles E. de Cajeme.
4. *A. Carter* et *L. Kellogg* 3246, 11-11-1963. Mexico, Etat de Sonora, Bahia de San Carlos, 24 km N.W. de Guaymas.

Nos observations sur *A. willardiana* permettent d'apporter un certain nombre de compléments à la diagnose précédente.

GRAINE (Pl. I, fig. 2a, 2b) :

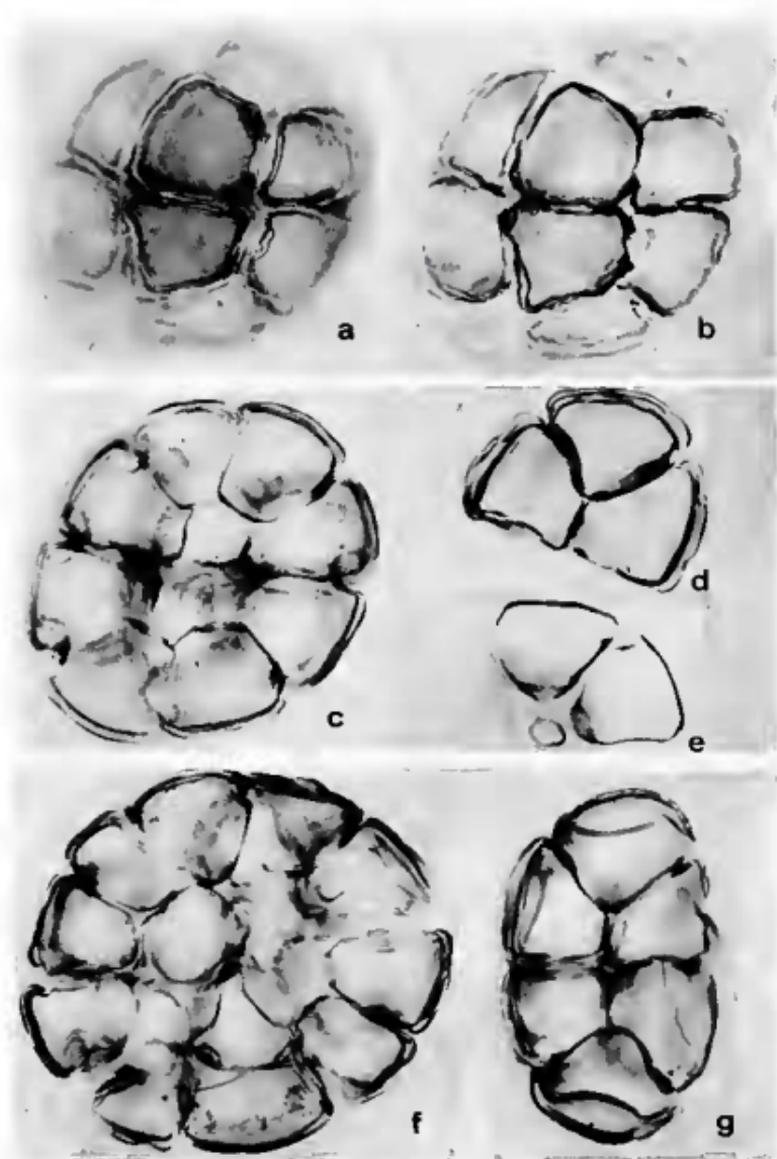
- Dimensions (30 observations) : longueurs extrêmes : 5,5-9,3 mm ; longueur moyenne : 7,8 mm ; largeurs extrêmes : 5,9-8,3 mm ; largeur moyenne : 7,2 mm ; épaisseurs extrêmes : 1,5-2,3 mm ; épaisseur moyenne : 1,8 mm.
- Proportions : longueur moyenne/largeur moyenne = 1,1 ; largeur moyenne/épaisseur moyenne = 3,9.
- Forme elliptique large à subcirculaire (rarement elliptique transversale) (= type III, cf. VASSAL 1971) ; bord caréné ; légères déformations possibles ; saillie radiculaire légèrement marquée.
- Couleur marron légèrement brillante.
- Écusson largement ouvert (en V ou U) ; longueur moyenne de la graine/longueur moyenne de l'écusson = 4,2.
- Funicule filiforme, sans orientation préhilaire nette (type Alc, cf. VASSAL 1971), très fragile.
- Hile et trace raphéale de longueur analogue (0,1-0,2 mm), dans une dépression commune.
- Absence d'albumen ; téguments très minces (rapport longueur moyenne de la graine/épaisseur moyenne des téguments > 100).

TIGE finement cannelée ; surface épidermique blanc-argenté se desquamant et laissant apparaître une surface pubérulente de même couleur disparaissant rapidement.

STIPULES limbées, uninervées ou parfois munies d'une nervure accessoire courte, de 0,6 à 1,5 mm de long (Pl. I, fig. 3a, 3b).

FEUILLE : pétiole diaphylloclinisé, à nervures parallèles, un peu sail-lantes à la face supérieure (Pl. I, fig. 4) renfermant 3 faisceaux de grande taille vers la face supérieure, 1 faisceau médian de grande taille vers la face inférieure, 2 faisceaux marginaux de taille moyenne et de nombreux petits faisceaux sur chacune des faces (Pl. I, fig. 6). Rachis primaire possible, étroit, légèrement diaphylloclinisé. Rachis secondaire creusé en gouttière

1. Nous remercions vivement le Dr J. P. M. BRENNAN, Conservateur de l'Herbier et de la Bibliothèque de Kew, qui a bien voulu nous faire parvenir en prêt des échantillons des collections JOHNSTON, STANDLEY et CARTER et KELLOGG.



Pl. 2. — Pollen d'*Acacia willardiana* ($\times 1\ 000$) : ab, polyade à 16 monades. Vues selon les grands axes de la polyade; c, polyade à 16 monades : coupe optique; d, coupe optique de l'exine; e, apertures; f, polyade à 20 monades; g, polyade à 16 monades orientée perpendiculairement au plan déterminé par les grands axes.

(Pl. 1, fig. 4). 4-15 paires de folioles épaisses, glabrescentes, à nervation peu apparente (nervure primaire légèrement visible à la face inférieure), précocement caduques. Glandes en verrues plus ou moins déprimées, à l'insertion des paires de pennes (Pl. 1, fig. 4).

INFLORESCENCE ET FLEUR (Pl. 1, fig. 5) : axe de l'inflorescence nettement anguleux, glabre. Calice gamosépale (5 dents à peine visibles), faiblement cilié. Pétales entièrement libres, acuminés, à marge glanduleuse. Anthères très petites (0,3 mm de haut) entièrement dépourvues de glande apicale même dans le bouton. Fleurs pédicellées; pédicelle de 0,5 mm, brusquement rétréci à sa base et paraissant presque articulé à son insertion sur l'axe¹. Étamines libres jusqu'à la base. Ovaire faiblement stipité, glabre.

POLLEN (Pl. 2) : pollen composé formé le plus souvent de 16 monades (plus rarement 20). Polyades à 16 monades circulaires observées de face (les 2 grands axes orientés face à l'observateur), elliptiques vues de profil. Dimensions moyennes² : 46 μ . Extrêmes : 43-50 μ . Côté distal des monades centrales : 17,5 μ (15-22). Monades périphériques souvent inégales : 19 μ (15-21) de côté. Exine : la surface distale des monades présente un aspect finement réticulé (dépressions régulièrement disposées à la surface du tectum donnant une image de réseau). Épaisseur du tectum : 1 μ . Columelles à peine distinctes, d'environ 0,2 μ de haut. Endexine (s.l.) ; 0,5 μ . Apertures : pas de sillon. Huit pores dont 4 distaux, subangulaires, de 2,4 μ de diamètre.

Ces caractères permettent de placer l'espèce parmi les *Acacia* du groupe I (GUINET, 1964).

GOUSSE : 4-12 cm de long; 0,8-1,8 cm de large; déhiscente.

Quelle place taxonomique et phylogénique faut-il attribuer à *A. willardiana* dans le genre *Acacia*?

Il s'agit d'une espèce très originale à plusieurs points de vue, plus particulièrement par la présence de pollens porés, la tendance au diaphylode et le type de funicule Alc. Par ces caractères et l'éloignement géographique de l'Australie, cette espèce peut paraître difficilement rattachable à ce que l'on peut appeler le « groupe australien » associant les séries *Phyllodineae*, *Botryocephalae* et *Pulchellae* Benth. (s/s genre *Heterophyllum* Vassal) et qui est typiquement caractérisé par des pollens colporés aux faces distales des monades (4 sillons, 4 pores; parasyncolie; cf. GUINET, 1964, 1969), des orthophyllodes et un funicule à orientation préhilaire raphéale. Elle peut sembler plus proche de la série des *Vulgares* Benth. (s/s genre *Aculeiferum* Vassal) dont les pollens sont typiquement porés et ont, dans certains cas, des funicules de type Alc. En fait, le type pollinique poré est possible mais très rare dans le « groupe australien » chez les espèces à phyllodes. D'autre part, l'espèce *leptospermoides*, à diaphyllodes, cohabite avec les *Acacias* à orthophyllodes en Australie, alors que la série des *Vulgares*

1. Nous attirons simplement l'attention sur ce caractère que nous n'avons trouvé cité dans aucune description.

2. Diamètre des polyades : moyennes de 12 mensurations. Autres caractères : moyennes de 25 mensurations.

Benth. est totalement absente de ce continent. Nous estimons que *A. willardiana* s'inclut dans le « groupe australien », qui, nous l'avons montré, constitue un ensemble très diversifié. Cette espèce illustre, avec *A. leptospermoides* un aspect très original de cette diversité. Nous admettons donc que le « groupe australien » déborde largement l'Australie. En voici les limites géographiques : îles de la Réunion et Maurice (*A. heterophylla*), îles Oma, Harocha, Amboine (*A. mangium*), Formose (*A. confusa*), Tasmanie (nombreuses espèces), Nouvelle Calédonie (*A. simplicifolia*, *spirorbis*), îles Fiji (*A. richei*, *simplicifolia*, *mathuataensis*), Hawaï (*A. Koa*, *koaia*, *kauaiensis*), état de Sonora au Mexique (et Basse Californie ?) (*A. willardiana*).

L'espèce *willardiana* a un certain nombre de caractères que nous considérons comme primitifs dans le genre *Acacia* (funicule Alc, graine de type III, téguments séminaux minces, gousse déhiscente, absence de spinosence, épis en panicules, pollens porés peu différenciés en ce qui concerne la taille des monades, le diamètre du pore et la hauteur des columelles). Très proche du centre primaire de différenciation du genre (que nous situons en Amérique) cette espèce apparaît ainsi comme l'un des taxons les plus primitifs du « groupe australien ». La phyllodination par aplatissement horizontal du pétiole constitue une tendance archaïque, aujourd'hui rélictuelle et largement dominée par la tendance « orthophylloïde »¹. *A. leptospermoides*, dans cette hypothèse, pourrait appartenir à la même lignée et correspondrait à un niveau d'évolution plus élevé (présence de glomérules, diaphylloïde réalisé).

La place taxonomique de cette lignée « *willardiana-leptospermoides* » dans l'ensemble du « groupe australien » (s/s genre *Heterophyllum* Vassal) reste encore à apprécier, notamment par des recherches ontogéniques que nous n'avons pu encore faire aboutir². D'ores et déjà on peut considérer qu'il s'agit d'un groupe nouveau (fait bien remarqué par HOCHREUTNER). Le problème est encore de savoir à quel niveau hiérarchique il est souhaitable de le situer.

Une étude plus approfondie portant sur un plus grand nombre d'espèces nous permettra dans une prochaine note de mieux préciser la place phylétique de ces deux espèces parmi les *Acacia* à phylloides extra-australiens.

BIBLIOGRAPHIE

- ANDERSON, D. M. W. et I. C. M. DEA. — Chemotaxonomic aspects of the chemistry of gum exudates. *Phytochemistry* 8 (1) : 170 (1969).
 BENTHAM, G. — Notes on *Mimoseae*. *Lond. Journ. Bot.* 5 : 82 (1846).
 BENTHAM, G. — Revision of the Suborder *Mimoseae*. *Trans. Linn. Soc. London* 30 : 335-668 (1875).
 BRITTON, N. L. et J. N. ROSE. — *Mimosaceae* (Continuatio) in *North American Flora* 23 (2) : 114 (1928).

1. HOCHREUTNER a également émis l'hypothèse que le caractère « diaphylloïde » pourrait être primitif.

2. Les graines d'*A. willardiana*, envoyées en même temps que l'herbier D. S. VERITY, n'étaient pas viables.

- GUINET, Ph. — Données nouvelles sur le rôle de la morphologie du pollen dans la classification du genre *Acacia*. C. R. Acad. Sci. **258** : 4823 (1964).
- GUINET, Ph. — Les Mimosacées. Études de palynologie fondamentale, corrélations, évolution. Trav. Sect. Sci., Tech. Inst. Fr. Pondichéry **9** : 1-293 (1969).
- HOCHREUTNER, G. — Contribution à l'étude des Acacias phyllodines. Arch. Sc. phys. et nat. (Genève) **101**, **1** (3) : 278-280 (1896).
- SELLING, O. H. — Studies in Hawaiian pollen statistics, part 2 : 138-141 (1947).
- STANDLEY, P. — Trees and shrubs of Mexico. Contr. from the U.S. National Herbarium **23** (2), Washington : 376 (1922).
- VASEY, G. et J. N. ROSE. — List of plants collected by Edward Palmer in lower California and western Mexico in 1890. Contr. from the U.S. National Herbarium **1** : 88-89 (1890).
- VASSAL, J. — Contribution à l'étude de la morphologie des plantules d'*Acacia*. Acacias insulaires des océans Indien et Pacifique : Australie, Formose, îles Maurice et Hawaii. Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse **106** : 191-276 (1970).
- VASSAL, J. — Contribution à l'étude morphologique des graines d'*Acacia*. Bull. Soc. Hist. Nat., Toulouse **107** : 191-246 (1971).
- VASSAL, J. — Apport des recherches ontogéniques et séminologiques à l'étude morphologique, taxonomique et phylogénique du genre *Acacia*. Bull. Soc. Hist. Nat. Toulouse **108** : 1-115 (1972).

Laboratoire de Palynologie, C.N.R.S. — MONTPELLIER
et Laboratoire de Botanique et Biogéographie,
Université P.-Sabatier — TOULOUSE.